преобладают дисахариды, поскольку содержание белков и липидов в гемолимфе пчелы к концу зимовки значительно снижается (Foti et al., 1969; Tomaszewska, Czernichowska, 1976). Кроме того, это подтверждается увеличением количества липидов в теле самок клеща при относительно высоком и сравнительно стабильном уровне в нем гликогена (Барабанова, 1987).

Следовательно, если клещи и не питаются в безрасплодный период, то непродолжительное время.

Барабанова В. В. Пищеварительные ферменты Varroa jacobsoni // Вестн. зоологии.— 1983.— № 3.— С. 81—83.
Барабанова В. В. Сезонные изменения содержания запасных питательных веществ у самок Varroa jacobsoni // Там же.— 1987.— № 6.— С. 74—78.
Жеребкин М. В., Шагун Я. Л. Морфологические и физиологические исследования летних и осенних пчел // Тр. НИИ пчеловодства.— Рязань, 1969.— С. 25—35.
Ланге А. Б., Нацкий К. В., Таций В. М. Оценка препаратов против варроатоза пчел // Ветеринар.— 1977.— № 9.— С. 73—77.
Петрова А. Д., Бызова Ю. Б., Таций В. М., Емельянова О. Ю. Траты на обмен клеща Varroa jacobsoni Oudemans, 1904 (Mesostigmata, Varroidae) — эктопаразита медоносной пчелы // Докл. АН СССР.— 1982.— **262**, № 2.— С. 499—502.
Полтев В. И., Садов А. В. Развитие клеща Varroa jacobsoni Oud. в пчелиной семье // Технология пр-ва продуктов пчеловодства.— М.: Колос, 1980.— С. 165—170.
Рямова А. М. Различие в метаморфозе летних и осенних пчел // Пчеловодство.— 1978б.— № 12.— С. 7—8.
Смирнов А. М. Современные достижения науки в СССР по вопросам этиологии, патогенеза, эпизоотологии, диагностики и борьбы с варроатозом пчел // Апиакта.— 1978.— **13**, № 41.— С. 149—163.
Филиппович Ю. Б., Кутузова Н. М. Гормональная регуляция обмена веществ у насекомых // Итоги науки и техн. Сер. биол. хим.— М., 1985.— 226 с.
Харченко Г. И. Экологическая устойчивость пчел разного происхождения к охлаждению // Разведение и содержание пчел в Сибири.— Новосибирск, 1985.— С. 41—52.
Foti N., Popa L., Crisan I. Variability of the protein components of the hemolimph in bees in accordence with age, season and activity // Apicultura.— 1969.— 22, N 8.— P. 11—17.
Hänel H., Koeniger N. Possible regulation of the reproduction of the honey bee Varroa jacobsoni (Mesostigmata : Acari) by host's hormone: jvenil hormone III // Insect. Physiol.— 1986.— **32**, N 9.— P. 791—798.
Tomaszewska B., Czernichowska A. Badania nad poziamem glukozy i lipidów całkowitych w hemolimfie zymujacych pszczół // Pszczol. zesz. nauk.— 1976.— N 20. S. 203—208.

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена
АН УССР (Киев)

Получено 29.12.87

УДК 595.733

С. Н. Борисов

СУТОЧНАЯ РИТМИКА АКТИВНОСТИ CROCOTHEMIS SERVILIA (ODONATA, LIBELLULIDAE) В АРИДНОЙ ЗОНЕ ТАДЖИКИСТАНА

Суточная ритмика активности стрекоз в аридной зоне изучена слабо. Отдельные сведения имеются лишь по трем видам (Борисов, 1985, 1987). Выяснение же особенностей суточных ритмов активности этих насекомых имеет как практическое значение, например, при оценке их роли в истреблении гнуса, так представляет и теоретический интерес, в частности, в познании адаптивных механизмов в экстремальных для стрекоз условиях аридного климата. В настоящей работе приводятся данные по суточной активности *Crocothemis servilia* Drury.

Наблюдения проводили в 1980—1982 и частично в 1986—1987 гг. на юго-западе Таджикистана в заповеднике «Тигровая Балка» и близлежащей территории. Стрекозы этого вида, многочисленные на исследуемой территории, эвритермны и при благоприят-

ных погодных условиях летают круглый год (Борисов, 1987), что делает их удобным модельным объектом в полевых исследованиях суточной ритмики. Работу проводили по методикам Б. Ф. Бельшева (1967) и А. Ю. Харитонова (1975). В изложении материала использовали терминологию, предложенную В. Б. Чернышевым (1984). Время суток указывается декретное.

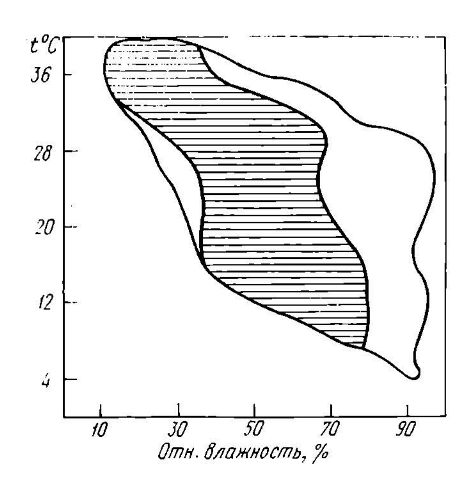
Определения начала и прекращения активности основывали на визуальных наблюдениях. Суточную динамику уровня активности определяли на учетных площадках и маршрутах. На учетных площадках размером 6—10 м^2 проводили подсчет пролетающих стрекоз в единицу времени (10—15 мин). Показатель уровня активности в этом случае — количество поведенческих актов (взлеты, патрульные облеты и др.) в момент времени. На учетных маршрутах, протяженность которых (100—400 м) устанавливали в зависимости от плотности стрекоз, показателем уровня активности служило количество активных особей в момент прохождения маршрута. При наблюдении за активностью стрекоз одновременно учитывали основные факторы среды: температуру и относительную влажность воздуха, облачность, освещенность, скорость ветра, атмосферное давление и наличие осадков. Интервалы между наблюдениями выбирали в зависимости от вариабельности показателей. В моменты начала и прекращения активности стрекоз и при резких изменениях погодных условий наблюдения проводили с периодичностью 10—15 мин, в других случаях промежутки увеличивали до 1 ч. Таких наблюдений проведено более 600.

При наблюдении за ночным лётом стрекоз на свет использовали световую коническую экранированную ловушку с лампой ДРЛ-400.

Суточный ритм стрекоз складывается из разных видов частной активности, отличающихся определенной направленностью (питание, спаривание, выход из личинок имаго и др.). Кроме того, суточная ритмика в значительной мере изменяется с сезонными изменениями среды. Ниже рассматривается активность *C. servilia* в репродуктивных и кормовых стациях, в моменты выплода имаго и ночного лёта на свет, а также сезонные модификации этих видов активности.

C. servilia, как отмечалось выше, на юго-западе Таджикистана является полисезонным видом. При благоприятных погодных условиях взрослые насекомые активны и в зимний период. Активность зарегистрирована при температуре от 7,2 до 39,6° и относительной влажности воздуха от 11 до 80 % при определенных соотношениях этих показателей (рис. 1). Вероятно, границы толерантности активности по отношению к этим факторам будут шире с учетом времени потенциальной готовности (ВПГ) (Чернышев, 1981, 1984). У стрекоз этого вида, искусно скрывающихся на ночевку и при неблагоприятных условиях среды, ВПГ наблюдать сложно, и учитываются в основном уже (или еще) летающие (взлетающие) особи. Температурные же пороги лёта насекомых, как известно (Чернышев, 1984), отличаются от порогов общей подвижности. Например, у более доступных для наблюдения равнокрылых стрекоз рода *Ischnura* Charp. нижние температурные пороги лёта на 2—3° выше, чем таковые общей подвижности. Несомненно, что значительно выше 39,6° у *C. servilia* будет верхний температурный порог лёта и, вероятно, еще выше верхний температурный порог общей подвижности. При максимальной зарегистрированной температуре воздуха 39,6° уровень активности этих стрекоз был наиболее высок. По-видимому, для ксерофильного *C. servilia* заметно будут отличаться также пороги влажности лётной активности и общей подвижности.

Активность в репродуктивных стациях. В летне-осенний период стрекозы этого вида концентрируются на водоемах с открытыми берегами и зеркалом воды (Борисов, 1987). В таких местах учитывается в основном репродуктивная активность самцов (патрулирование охраняемых участков, поиск самок, спаривание и др.) и частично охотничья. Самки в этих стациях количественно значительно уступают самцам, поведение их скрытно и учитывать их сложно. Для откладки яиц они выбирают участки водоемов, заросшие надводной и прибрежной растительностью,



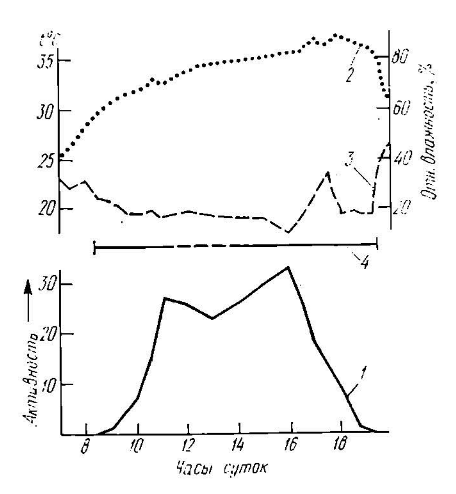


Рис. 1. Совместные значения температуры и относительной влажности воздуха, зафиксированные в 1980—82 гг. в заповеднике «Тигровая Балка» и их значения (заштриховано), при которых возможна лётная активность *C. servilia*.

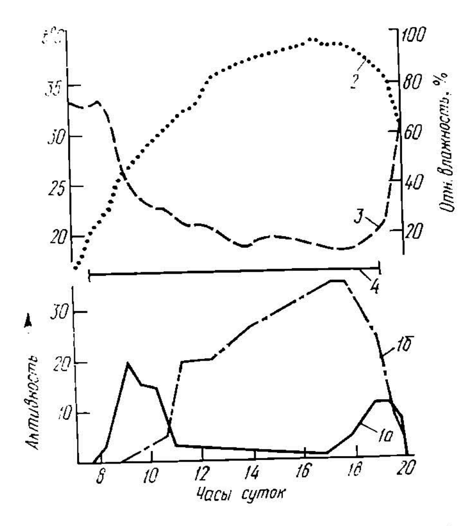
Рис. 2. Суточная динамика активности *C. servilia* в репродуктивной стации (*1*) и погодные условия 18.07.1981 г.: температура (*2*), относительная влажность (*3*), наличие солнца (*4*). (Показатель уровня активности — количество активных особей на 100-метровом маршруте).

где достаточно укрытий. Отмечено наиболее частое их появление возле водоемов во второй половине дня.

При круглосуточных высоких летних температурах на начало лёта *C. servilia* главным образом влияет уменьшение влажности до пороговых величин (рис. 1). Благоприятные гигротермические условия возле водоемов создаются между 8 и 9 ч утра уже при высоких значениях освещенности. Но репродуктивный лёт в это время возможен только на освещенных солнцем участках.

На протяжении дня уровень активности самцов значительно изменяется. С повышением температуры и падением влажности воздуха активность постепенно возрастает и достигает максимума при самых высоких значениях температуры на протяжении дня (до 40°) и при минимальной влажности воздуха (рис. 2). Стрекозы придерживаются открытых незатененных мест, то есть постоянно находятся под воздействием лучистой энергии солнца, активно используя при этом терморегуляторные позы. Для стрекоз-«наблюдателей» (Corbet, 1962), к которым относится *C. servilia*, роль последних в регуляции поступления экзогенного тепла весьма существенна (Heinrich, Casey, 1978; Tracy et al., 1979). В летнее время перед заходом солнца возле водоемов резко возрастает влажность воздуха при достаточно высоких температурах. В такие моменты при температуре выше 34° с увеличением относительной влажности более 30 % уровень активности резко падает, и при влажности более 40 % лёт прекращается полностью (рис. 2). Даже при высоких температурах в середине дня сдерживающее влияние на репродуктивную активность самцов оказывает снижение интенсивности прямой солнечной радиации. Например, 18.07.1981 несколько снизился уровень активности стрекоз с появлением пыльной дымки с 10.30 до 12.30 ч (рис. 2).

Возрастанию активности самцов могут способствовать биотические факторы, например, реакция на пролетающих стрекоз, причем не только конспецифичных. При высокой плотности популяций стрекоз в репродуктивных стациях активность самцов и сводится в основном к охране индивидуальных участков. О том, что с ростом плотности популяции про-



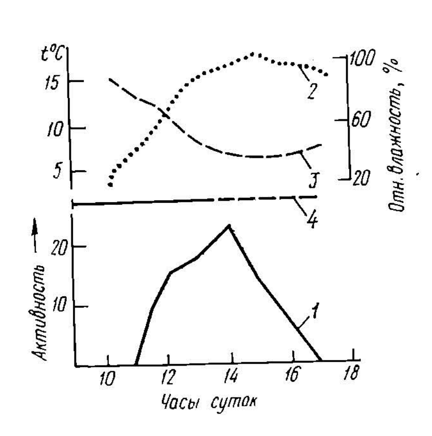


Рис. 3. Суточная динамика активности *C. servilia* в кормовой стации на солнечных участках (*1а*) и в тени (*1б*) и погодные условия 10.08.1981 г.: температура (*2*), относительная влажность (*3*), наличие солнца (*4*). (Показатель уровня активности — количество активных особей на 400-метровом маршруте).

Рис. 4. Суточная динамика активности *C. servilia* в кормовой стации (*1*) и погодные условия 23.12.1981 г.: температура (*2*), относительная влажность (*3*), наличие солнца (*4*). (Показатель уровня активности — количество активных особей на 100-метровом маршруте).

грессирует территориальное поведение у *C. servilia* указывают и другие авторы (Рязанова, Мазохин-Поршняков, 1984).

Прекращение репродуктивного лёта вечером происходит с изменением гигротермических условий до пороговых значений (в основном с увеличением влажности) и со снижением воздействия прямой солнечной радиации.

Максимальное зарегистрированное время репродуктивной активности — 12 ч. Этот отрезок уменьшается с похолоданием. В октябре — ноябре спаривание и яйцекладка у стрекоз заканчиваются. В это время на ритм репродуктивной активности все возрастающее влияние начинает оказывать действие лучистой энергии солнца.

Активность в кормовых стациях. В кормовых стациях, в удалении от водоемов, соотношение полов у *C. servilia* примерно одинаковое. Ярко выраженная территориальность, наблюдаемая у самцов в репродуктивных стациях, здесь отсутствует.

В летний период первые активные особи появляются на освещенных солнцем участках около 8 ч, когда устанавливаются благоприятные гигротермические условия. Как правило, это происходит уже при высоких значениях освещенности. С увеличением температуры и падением влажности воздуха уровень активности стрекоз возрастает. При превышении температуры 30° и падении относительной влажности ниже 30 % они перемещаются в затененные места, избегая таким образом воздействия лучистой энергии солнца. В самую жаркую вторую половину дня уровень активности стрекоз в тени достигает максимума, в то время, как на солнечных участках активных особей фактически нет (рис. 3). Стрекозы этого вида способны выдержать предельно высокую температуру при очень низкой влажности воздуха и под воздействием прямой солнечной радиации, что наблюдалось в репродуктивных стациях. В кормовых же стациях, где поведение *C. servilia* намного «спокойнее», стрекозы предпочитают охотиться в затененных местах, избегая облучения солнцем. Таким образом, разное поведение и, вероятно, различное физиологиче-

ское состояние стрекоз в кормовых и репродуктивных стациях определяют различия в характере ритмов активности, направленных на питание и репродукцию.

Максимальное зарегистрированное время лёта *C. servilia* в кормовых стациях до 15 ч, то есть на 2—3 ч больше, чем возле водоемов. Лёт здесь заканчивается позже (в 20.00—20.30 ч), так как к более позднему времени приурочено вечернее повышение влажности. Если же гигротермические условия остаются благоприятными, то прекращение лёта происходит с уменьшением уровня освещенности примерно до 400—500 люкс.

В зимний период время активности *C. servilia* не превышает 6—7 ч. Спаривание и откладка яиц не отмечены. Возможно, в теплые дни происходит выплод имаго из личинок.

Лёт начинается при увеличении температуры выше 7° и снижении относительной влажности воздуха до 80 %. В теплые зимы в декабре — январе такие гигротермические условия создаются при ясной погоде в 10—11 ч, но необходимым условием начала лёта в это время служит наличие прямого освещения насекомых солнцем и отсутствие ветра. С повышением температуры воздуха интенсивность лёта возрастает. Даже слабая облачность, не сопровождающаяся заметным падением освещенности, резко снижает активность стрекоз, а при полном прекращении воздействия на насекомых лучистой энергии солнца лёт прекращается. Так, 23.12.1981 (рис. 4) при появлении слабой облачности уровень активности стрекоз начал резко снижаться несмотря на дальнейшее повышение температуры, и в тот момент, когда солнце скрылось за тучами, лёт прекратился полностью. В пасмурную погоду стрекозы этого вида не летают даже при температуре 18°. Ветер до 3 м/сек может заметно снизить активность стрекоз, но полного ее прекращения при этом не наблюдалось.

Вечером в ясную погоду лёт прекращается со снижением температуры и интенсивности прямой солнечной радиации.

Выплод имаго из личинок. Ранней весной и поздней осенью (и, вероятно, зимой) выход из личинок имаго *C. servilia* возможен только в ясную погоду и приурочен к первой половине дня. В теплое же время года выплод, как правило, происходит ночью. Метаморфоз отмечен с 00.30 ч. В эксперименте полное превращение минимально происходило за 36 мин. То есть задолго до рассвета молодые насекомые уже готовы к полету. В норме отлет от мест выплода происходит утром с первыми лучами солнца, но отдельные особи взлетают и в ночное время, о чем свидетельствует лёт только что выплодившихся стрекоз ночью на искусственные источники света. Подобная картина в аридной зоне наблюдается у многих видов разнокрылых стрекоз.

Ночной лёт на свет. Сведения о лёте стрекоз на искусственные источники света очень скудные (Горностаев, 1984), а о проявлении фототаксисной реакции у *C. servilia* нами указывается впервые. По классификации, предложенной Г. Н. Горностаевым (1984), стрекоз этого вида можно отнести к группе факультативных фотоксенов. В наших наблюдениях за ночь на свет ловушки с ртутной лампой ДРЛ-400 прилетало до 30 особей (19.09.1987), причем большая их часть в ловушку не попадала, а осаживалась рядом на освещенных лампой местах.

Лёт отмечен при температуре воздуха от 14 до 26°. В обычных условиях лётная активность этих стрекоз при таких температурах возможна только при высоких уровнях природной освещенности и воздействии на стрекоз лучистой энергии солнца. Если сам феномен ночного лёта на искусственный свет можно объяснить как движение в направлении открытого пространства (Мазохин-Поршняков, 1960, 1975), то совершенно не ясными остаются причины и механизм взлета стрекоз в полной темноте.

По времени лёта выделяются два момента. Отдельные особи летят в первую половину ночи (примерно с 21 до 23 ч), а более интенсивный лёт отмечен в предутренние часы (5.00—7.30 ч). В первом случае летят взрослые, окрепшие особи, а во втором — молодые только что выплодившиеся с неокрепшим хитиновым покровом. Вероятно, в первую половину ночи летят особи, еще находящиеся в отрезке ВПГ перед полным прекращением активности. При прочих благоприятных условиях среды полет вызывается аттрактивным действием источника света. Прилет же на свет только что выплодившихся стрекоз связан с их первым полетом. В данном случае время лёта (5.00—7.30) приурочено к моменту, взлета.

Выводы. Суточные ритмы разных видов частной активности имаго *C. servilia* в аридной зоне отличаются. В их регуляции основная роль принадлежит гигротермическим условиям, лучистой энергии солнца и природной освещенности. Воздействие этих факторов на ритмы разных видов активности не равнозначно, что, вероятно, обуславливается разным поведением и физиологическим состоянием насекомых в отдельные периоды онтогенеза и потому разным их требованием к условиям среды (например, особи, участвующие в репродукции, особи в пред- или пострепродуктивный период, только что выплодившиеся особи).

Выделяются следующие типы активности: преимущественно дневная — на протяжении всего сезона в репродуктивных и кормовых стациях; преимущественно утренне-вечерняя — в кормовых стациях в наиболее жаркий период при воздействии прямой солнечной радиации; преимущественно ночная — утренняя — при выплоде из личинок имаго в теплое время сезона. Отмечен также спонтанный ночной лёт на свет ртутной лампы.

Борисов С. Н. Суточный ритм активности Anax parthenope Selys (Odonata, Aeschnidae) в условиях аридной зоны // Докл. АН ТаджССР.— 1985.— **28**, № 10.— С. 603—606.
Борисов С. Н. Об экологии двух близких видов стрекоз в Таджикистане // Экология.— 1987.— № 1.— С. 85—87.
Белышев Б. Ф. Условия погоды и суточная активность стрекоз (Odonata) // Энтомол. обозрение.— 1967.— **46**, вып. 4.— С. 778—783.
Горностаев Г. Н. Введение в этологию насекомых-фотоксенов (лёт насекомых на искусственные источники света) // Тр. Всесоюз. энтомол. о-ва.— 1984.— **66**.— С. 101—167.
Мазохин-Поршняков Г. А. Почему насекомые летят на свет // Энтомол. обозрение.— 1960.— **39**, вып. 1.— С. 52—58.
Мазохин-Поршняков Г. А. Привлекающее действие света и подбор оптимального излучателя для светоловушек // Поведение насекомых как основа для разработки мер борьбы с вредителями сельского и лесного хозяйства.— Киев, 1975.— С. 96—101.
Рязанова Г. И., Мазохин-Поршняков Г. А. Поведение как механизм оптимизации репродукции у насекомых (на примере стрекоз) // Усп. совр. биол.— 1984.— **98**, вып. 3(6).— С. 451—463.
Харитонов А. Ю. Суточная активность стрекоз и влияние на нее погодных условий // Вопросы зоологии.— Челябинск, 1975.— Вып. 4.— С. 66—75.
Чернышев В. Б. Взаимосвязь суточных ритмов активностей насекомого // Тр. Всесоюз. энтомол. о-ва.— 1981.— **63**.— С. 159—162.
Чернышев В. Б. Суточные ритмы активности насекомых.— М.: Изд-во Моск. ун-та, 1984.— 218 с.
Corbet P. S. A biology of dragonflies.— London: Witherby, 1962.— 247 p.
Heinrich B., Casey T. M. Heat transfer in dragoflies: fliers and perchers // J. Exp. Biol.— 1978.— **74**.— P. 17—36.
Tracy C. R. et al. The role of posturing in behavioral thermoregulation by black dragons (Hagenius brevistylus Selys; Odonata) // Physiol. Zool.— 1979.— **52**, N 4.— P. 565—571.

Институт зоологии и паразитологии
им. Е. Н. Павловского АН ТаджССР

Получено 03.05.88